

# Ecología numérica de la familia Myrtaceae en la parcela permanente de 50-ha en Barro Colorado, lago Gatún, Panamá

## Subtítulo

## Subtítulo

**Rosee Aurelina Félix Méndez**     *Estudiante, Universidad Autónoma de Santo Domingo (UASD)*

---

El objetivo general es conocer los rasgos básicos de la estructura y composición de la comunidad de mirtáceas en relación con factores ambientales de la parcela permanente de 50-ha de isla Barro Colorado. Se hicieron estudios para medir el grado de asociación, agrupamiento, diversidad y ecología espacial de esta familia con la ayuda de los paquetes de R y con los datos de octavo censo de esta localidad. Las mirtáceas presentaron una riqueza de 7 especies con una abundancia de 5579 individuos. Las especies del género *Eugenia* presentaron altos grados de asociación. El agrupamiento Ward de varianza mínima sugirió la partición de 4 grupos que alcanzaron el 100% de la completitud de muestra. La diversidad de mirtáceas posee una correlación positiva con *Al*, *P*, *Ca*, *Fe* y la geomorfología de pendiente media. Las especies *Changuava schipii* y *E. oerstediana* son las especies que aportan a la diversidad alpha y están estrechamente relacionadas con los sitios que aportan a la misma. Las mirtáceas presentan patrones aglomerados para vecinos de primer orden, a excepción de *M. gatanensis*, que presentó un patrón aleatorio. El modelo de abundancia de especies muestra que el 56% de la comunidad presenta mayores valores de equidad (log normal 10% y null 46%).

**Keywords:** Myrtaceae, Ecología numérica, mirtáceas, parcela permanente de 50-ha, BCI

---

## 1 Introducción

Uno de los temas centrales en la ecología de comunidades es cómo controlar la diversidad alfa, es decir, el número de especies que pueden coexistir a escalas localizadas (eg. 1 ha de una parcela). En las plantas esta diversidad puede alcanzar niveles extraordinarios en los bosques ecuatoriales. En el caso de los árboles, ésta en pequeños bosques tropicales puede competir con la diversidad de árboles de los bosques templados de todo un hemisferio. Otras formas de vida aumentan la diversidad alfa en los bosques tropicales, especialmente las selvas tropicales, donde los árboles representan sólo el 25% de las especies vegetales. Esta diversidad de las plantas es mayor en las selvas tropicales ecuatoriales que en cualquier otro tipo de vegetación (Wright, 2002).

La isla de Barro Colorado (BCI, por sus siglas en inglés) es un bosque tropical, la isla se formó al término del canal de Panamá en 1914, desde su creación se ha utilizado como centro de investigación debido a su gran reserva natural. Se considera monumento natural protegido por el gobierno de Panamá junto a las penínsulas Peña Blanca, Bohío, Buena Vista, Frijoles y Gigante (Smithsonian Tropical Research Institute, 2010). La parcela permanente de 50 hectáreas se encuentra en el bosque caducifolio húmedo tropical de la isla de Barro Colorado. Se estableció en 1980, desde entonces se han realizado 8 censos (aprox. 1 cada 5 años), en los cuales se toman en cuenta árboles de tallos leñosos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 10 mm, y

como resultado en cada censo, se han identificado, censado y mapeado más de 350,000 árboles individuales (Hubbell, Condit, & Foster, 2021).

Las mirtáceas (Myrtaceae Juss) son una familia de plantas leñosas del orden Myrtales, presentes en la parcela permanente de BCI. La mayoría de las especies son árboles, también hay muchas que son arbustos o subarbustos. Algunas especies producen flores y frutos, otras raíces adventicias. Se distribuyen principalmente en zonas tropicales y templadas, con poca representación en la región africana. La familia cuenta con unos 142 géneros y más de 5.500 especies, incluyendo *Psiloxylon* y *Heteropyxis*, también pueden ser citadas por otros autores como familias monogénicas Psiloxylaceae y Heteropyxidaceae. Cabe destacar que la familia integra los árboles más altos (110-140 m) del planeta (*Eucalyptus*) y al género más numeroso (1200–1800 especies) que existe (*Syzygium*), los subarbustos rizomatosos de los géneros de la sabana (*Psidium*, *Campomanesia* y *Eugenia*), el género *Metrosideros* que contiene especies arbóreas con muchas raíces adventicias, y otros géneros son lianas trepadoras de raíces. También hay un mangle, el monotípico *Osbornia*, un pequeño árbol que carece de neumatóforos (Wilson, 2010).

Las mirtáceas de BCI pertenecen a la subtribu Myrteae. Esta subtribu posee especies que son ecológicamente importantes en muchos entornos neotropicales debido a las bayas carnosas que comen aves y mamíferos, y a las flores blancas generalistas que suministran polen y recursos a las abejas. Debido a su importancia ecológica, los investigadores muestran cada vez más interés en las Myrteae como grupo modelo para estudios evolutivos, ecológicos y de conservación en biomas neotropicales. Cerca del 70% de la diversidad de especies descritas se encuentran en solo dos géneros, *Eugenia* y *Myrcia*, y son dos de los géneros de angiospermas más grandes con 1000 y 700 especies, respectivamente. Además, se ha demostrado sistemáticamente que estos dos géneros son hermanos de linajes pobres en especies de la tribu, lo que aumenta la disparidad de la diversidad existente entre clados estrechamente relacionados. La mayor parte de la biodiversidad existente de Myrteae está restringida al Neotrópico. En el continente americano la mayor diversidad de especies se encuentra en las selvas tropicales y la sabana del centro, y el este de Brasil, el escudo de Guayana y el Caribe; una biodiversidad menor, pero aún significativa, se encuentra en la América Central continental y en la cuenca del Amazonas de tierras bajas. La diversidad de especies es relativamente baja en las zonas subtropicales y templadas del sur de Sudamérica (Patagonia) y en los Andes de gran altitud, pero con una importante variedad de géneros endémicos.

En BCI, durante los repetidos censos que se han realizado en la parcela permanente de 50-ha desde 1981 (Hubbell et al., 2021), se han reportado varias especies de mirtáceas, siendo su representatividad relativamente importante en dicho enclave.

Mediante análisis exploratorios preliminares, se detectaron patrones singulares de distribución espacial y de diversidad. Algunas especies mostraron una distribución espacial concentrada (e.g. *Changuava schipii*). Igualmente, varias especies mostraron preliminarmente asociación con variables de suelo y geomorfológicas. Ninguna investigación ha reportado ni analizado estos patrones a la fecha. El objetivo de este estudio es caracterizar la comunidad de mirtáceas de BCI, con ayuda de técnicas de ecología numérica (e.g. análisis de asociación, agrupamiento, diversidad y ecología espacial en relación a factores ambientales), utilizando como fuente los datos disponibles del censo número de 8 de la parcela permanente de 50-ha.

## 2 Metodología

### 2.1 Preguntas de investigación

Medición de asociación: ¿Se detectan especies asociadas dentro de las mirtáceas de BCI? ¿Existe asociación entre variables ambientales/atributos? ¿Cuáles variables?

Agrupamiento: Los cuadros (o quadrats) de 1 hectárea, ¿se organizan en grupos discontinuos según la composición de las especies de mirtáceas? Si existe algún patrón, ¿es consistente con alguna variable ambiental/atributo? ¿Hay especies indicadoras o con preferencia por determinadas condiciones ambientales/atributos?

Diversidad: Según los análisis de estimación de riqueza, ¿están representadas suficientemente las mirtáceas en la parcela permanente de 50-ha de BCI? ¿Existe asociación de la diversidad alpha con variables ambientales/atributos? ¿Con cuáles? ¿Existe contribución local o por alguna especie a la diversidad beta?

Ecología espacial: ¿Alguna(s) especies de mirtáceas presenta(n) patrón aglomerado? ¿Cuál(es)? ¿Se asocia con alguna variable? ¿Predicen bien la ocurrencia de dicha(s) especie(s) los modelos de distribución de especies (SDM)?

## 2.2 *Ámbito geográfico*

Los datos analizados fueron colectados en la parcela permanente de 50 hectáreas de la isla Barro Colorado (BCI en lo adelante). La parcela está situada en la meseta central de la isla (latitud 9° 9'N, longitud 79° 51'O), y fue establecida en 1980 por Stephen Hubbell y Robin Foster. Posee 1,000 m de largo por 500 m de ancho, se divide en 1250 cuadrantes de 20x20 m (ver figura 1). En la parcela, todos los tallos leñosos con un diámetro a la altura de pecho (DAP) mayor o igual a 1 cm se encuentran marcados, enumerados, mapeados e identificados hasta el nivel de especie. Cada 5 años, esta parcela es censada para evaluar el crecimiento, la mortalidad y para el reclutamiento de nuevas generaciones de plantas. Como resultado de estos censos se han registrado mas de 300 especies de árboles, arbustos y palmas con el propósito de conocer la historia de vida de las especies, interacciones y dinámica de la comunidad (Pérez et al., 2005).

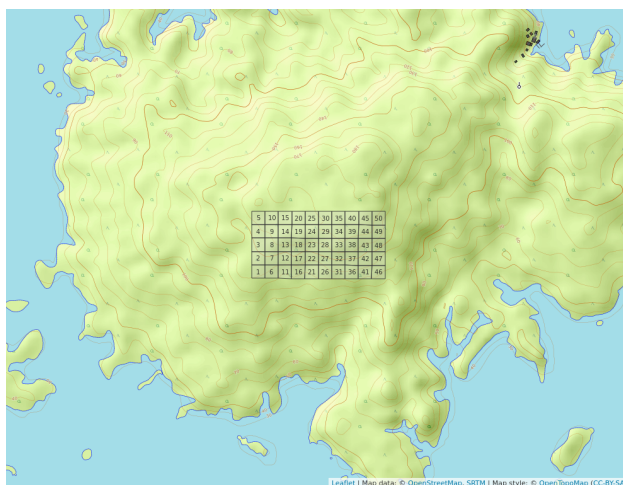


Figure 1: Parcela permanente de 50-ha de la isla Barro Colorado, lago Gatún, Panamá

## 2.3 *Materiales y Métodos*

Se ha seleccionado el censo número 8 de esta reserva natural por ser el más reciente y a esta reserva natural en particular debido a la gran cantidad disponible de datos censales que a través

de la Ecología numérica que nos permitirán conocer rasgos básicos de la estructura y composición de la comunidad de plantas mirtáceas en relación con factores ambientales.

Se exploraron los datos del censo número 8 disponibles en la página web del censo (Hubbell et al., 2021), organizados en dos matrices: la matriz de comunidad, la cual recopila la información referente a las especies de la parcela permanente de 50-ha, y la matriz ambiental, que contiene la información referente a las variables de suelo, geomorfológicas, litológicas y de tipo de habitat. Los análisis, tablas, figuras y gráficos se realizaron con los scripts de análisis de José R. Martínez (Batlle, 2020) y con ayuda de los paquetes de R para análisis estadísticos y ecológicos (R Core Team, 2019), cabe destacar los paquetes *vegan* (Oksanen et al., 2019), *tidyverse* (Wickham, 2017), *sf* (Pebesma, 2018), *mapview* (Appelhans, Detsch, Reudenbach, & Woellauer, 2019) y *leaflet* (Cheng, Karambelkar, & Xie, 2018) que fueron los más utilizados.

En los análisis de medición de asociación en modo Q, se utilizaron varias distancias, como ji-cuadrado, normalizada, Hellinger y Jaccard. Las tres primeras son distancias euclideas, calculadas sobre los datos transformados, apropiadas tanto para los datos cuantitativos como para los datos de presencia-ausencia; y la última, la distancia de Jaccard ( $D_J$ ) se puede expresar como la proporción de especies no compartidas. La distancia de Jaccard es el complemento a 1 de la similitud de Jaccard ( $S_J$ ), es decir,  $D_J = 1 - S_J$ , de esta manera para obtener la similitud, sólo hay que restarle el valor de distancia a 1 ( $S_J = 1 - D_J$ ). Se puede usar para evaluar la distancia entre especies, usando como fuente la matriz de comunidad transpuesta convertida a binaria (presencia / ausencia) (Borcard, 2018).

Para el análisis de medición de asociación en modo R se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson, el cual tiene como objetivo medir la fuerza o grado de asociación entre dos variables aleatorias cuantitativas que poseen una distribución normal bivariada conjunta. Alternativamente cuando este no cumple con los supuestos se utiliza coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman, se define como el coeficiente de correlación lineal entre los rangos  $R_i(x)$  y  $R_i(y)$  (Restrepo & González, 2007).

Se realizaron análisis de agrupamiento utilizando distintos métodos (e.g. UPGMA, Ward) para explorar la estructura de la comunidad en función de su composición. Para elegir entre métodos se utilizó la correlación cofenética; se consideró al agrupamiento con la correlación más alta como aquel que retiene la mayor parte de la información contenida en la matriz de disimilitud; no obstante, esto no significa necesariamente que este método sea el más adecuado para el objetivo del investigador. Luego para escoger una cantidad óptima de clusters para cada agrupamiento se utilizó la anchura de la silueta, ésta es una medida del grado de pertenencia de un objeto a su clúster, basada en la disimilitud media entre este objeto y el clúster al que pertenece, comparada con la misma medida del clúster más próximo (Borcard, 2018).

Los métodos aglomerativos utilizados para constatar y evaluar los grupos que hacían sentido para las mirtáceas de este estudio son desarrollados a continuación:

-El método aglomerativo por enlace simple (*single*), conocido como la clasificación por vecinos más cercanos, aglomera objetos en función de sus disimilitudes más cortas entre pares: la fusión de un objeto con un grupo en un nivel de disimilitud determinado sólo requiere que un objeto de cada grupo que se aglomerare esté vinculado al otro en ese nivel. En consecuencia, el dendrograma resultante de una aglomeración de enlace simple suele mostrar encadenamiento de objetos. La lista de las primeras conexiones que hacen a un objeto miembro de un clúster, o que permite la fusión de dos clústeres, se denomina cadena de conexiones primarias; esta cadena forma el árbol de expansión mínima (MST).

-El método aglomerativo por enlace completo (*complete*), conocido como la clasificación del vecino más lejano, permite que un objeto se agrupe con otro grupo sólo en la disimilitud correspondiente a la del par de objetos más distante; de esta manera con mayor motivo, todos los

miembros de los dos grupos están vinculados. Un grupo admite un nuevo miembro sólo a una disimilitud correspondiente al objeto más lejano del grupo. De ello se deduce que cuánto más grande es un grupo, más difícil es aglomerarse con él. La vinculación completa resulta en muchos grupos pequeños separados que se aglomeran a grandes distancias, por lo que este método es interesante para buscar e identificar discontinuidades en los datos.

-El método de grupos de pares no ponderados con media aritmética (UPGMA, por sus siglas en inglés) es el más conocido de la familia métodos aglomerativos por enlace promedio, éstos se basan en las disimilitudes medias entre los objetos o en los centroides de los grupos. El método UPGMA permite que un objeto se una a un grupo en la media de las disimilitudes entre este objeto y todos los miembros del grupo. Cuando dos grupos se unen, lo hacen a la media de las disimilitudes entre todos los miembros de un grupo y todos los miembros del otro.

-El método de agrupación de varianza mínima de Ward se basa en el criterio del modelo lineal de mínimos cuadrados. Su objetivo es definir los grupos de tal manera que la suma de cuadrados dentro del grupo (es decir, el error cuadrático del ANOVA) se minimiza. La suma de errores al cuadrado dentro del grupo puede calcularse como la suma de las distancias al cuadrado entre los miembros de un grupo dividido por el número de objetos. Este método fue seleccionado porque produce grupos con números de elementos más equilibrados, o que evita los grupos de pocos elementos (Borcard, 2018).

El remuestreo *bootstrap* consiste en muestrear aleatoriamente subconjuntos de los datos y calcular la agrupación en estos subconjuntos. Luego de repetir este proceso un gran número de veces, se cuenta la proporción de los resultados de clustering replicados en los que aparece un cluster determinado. Esta proporción se denomina probabilidad *bootstrap* (BP) del cluster. Adicionalmente, se aplicó el remuestreo *bootstrap* multiescalar, utiliza muestras *bootstrap* de varios tamaños diferentes para estimar el valor p de cada conglomerado. Esta mejora produce valores p “aproximadamente insesgados” (AU) (Borcard, 2018).

Para evaluar homogeneidad de promedios de las variables ambientales entre los grupos Ward y las variables ambientales fueron ANOVA, que evalúa homogeneidad de medias, y Kruskal-Wallis, que evalúa la homogeneidad de medianas; los cuales hacen sentido para agrupamientos de 3 grupos o más (Batlle, 2020).

El análisis de especies indicadoras de los grupos Ward se hizo mediante el método del Valor Indicador (en lo adelante, IndVal), el cual se calcula como el producto de la especificidad de una especie para el grupo objetivo por su fidelidad al grupo objetivo. La especificidad se define por la abundancia media de la especie dentro del grupo objetivo comparada con su abundancia media en todos los grupos; la fidelidad es la proporción de sitios del grupo objetivo en el que está presente la especie. Y el análisis de especies con preferencia por hábitat se realizó mediante el coeficiente de correlación biserial puntual (Borcard, 2018).

Para medir la diversidad alpha se utilizaron los índices de diversidad, descritos a continuación:

-La equidad de Pielou (denominada también equidad de Shannon) equivale a  $J = H_1 / H_0$ .

-Los tres primeros números de diversidad de Hill :  $N_0 = q$  (la riqueza de especies),  $N_1 = e^H$  (número de especies abundantes), y  $N_1 = 1/\lambda$  (inverso de Simpson).

-Los ratios de Hill:  $E_1 = N_1 / N_0$  (versión de la equidad de Shannon) y  $E_2 = N_2 / N_0$  (versión de la equidad de Simpson) (Borcard, 2018).

La equidad puede relacionarse con la forma de los modelos de abundancia de especies, estos son funciones que describen la forma de los gráficos de rango/abundancia en los que la abscisa clasifica las especies en orden de abundancia decreciente y la ordenada representa las abundancias transformadas en logaritmos. Los cuatro modelos principales son las series geométricas, logarítmicas y lognormales, y el modelo de barra rota. En este orden, la uniformidad aumenta de un modelo a otro en esta secuencia (Borcard, 2018).

Para estimar la riqueza se utilizaron los modelos de enfoque asintótico: a) paramétricos: Modelo homogéneo (estándar y MLE), este asume que todas las especies tienen las mismas probabilidades de incidencia o detección; y no paramétricos: Chao1, el cual utiliza las frecuencias de únicos y duplicados para estimar el número de especies no detectadas, Chao1-bc (forma corregida de sesgo para el estimador Chao1) e iChao1 (estimador Chao1 mejorado); ICE (Estimador de cobertura basado en la incidencia) e ICE-1 (ICE modificado para casos altamente heterogéneos); Jackknife de primer orden, el cual utiliza la frecuencia de los ejemplares únicos para estimar el número de especies no detectadas y jackknife de 2º orden, que utiliza las frecuencias de los únicos y los duplicados para estimar el número de especies no detectadas. Los cuales contienen un intervalo de confianza del 95%, para el cual se utiliza una transformación logarítmica, de modo que el límite inferior del intervalo resultante sea al menos el número de especies observadas (Chao et al., 2014).

Basado en los supuestos de Whittaker, según los cuales la diversidad beta es la variación espacial de la diversidad entre sitios dentro de un área geográfica de interés. Existen diferentes ecuaciones para medir esa variación. De la investigación sobre la diversidad beta dos enfoques: (1) La diversidad beta puede interpretarse como una rotación, es decir, el cambio direccional en la composición de la comunidad a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental predefinido. (2) La diversidad beta también puede definirse como la variación de la composición de la comunidad entre unidades de muestreo, sin referencia a un gradiente explícito. Ambos conceptos entran en el ámbito de la definición de Whittaker (Borcard, 2018).

Para obtener la contribuciones locales a la diversidad beta (LCBD), se calcula primero la contribución del sitio  $i$  a la diversidad beta global es la suma ( $SS_i$ ) de los valores centrados y al

$$SS_i = \sum_{j=1}^p s_{ij}$$

cuadrado del sitio (o fila)  $i$  en la matriz  $S$ :

y luego, la contribución relativa del sitio  $i$  a la diversidad beta, la cual es denominada LCBD,

$$LCBD_i = SS_i / SS_{Total} \quad \text{donde} \quad SS_{Total} = \sum_{i=1}^n SS_i$$

es (Borcard, 2018):

Para conocer las contribuciones de las especies a la diversidad beta (SCBD), se calcula la contribución de la especie  $j$  a la diversidad beta global es la suma ( $SS_j$ ) de los valores centrados y al

$$SS_j = \sum_{i=1}^n s_{ij}$$

cuadrado de la especie (o columna)  $j$  en la matriz  $S$ :

y luego, la contribución relativa de la especie  $j$  a la diversidad beta, que eso que se conoce como

$$SCBD_j = SS_j / SS_{Total} \quad \text{donde} \quad LCBD_i = SS_i / SS_{Total}$$

SCBD, es (Borcard, 2018):

Para para explorar patrones espaciales de las especies y las variables ambientales, se utilizaron tanto el correlograma, como la prueba Mantel, el índice de autocorrelación  $I$  de Moran y los mapas de indicadores locales de autocorrelación espacial (en lo adelante Mapas LISA). Serán descritos a continuación.

El correlograma es un gráfico de los valores de correlación espacial frente a las clases de distancia, que combinado con pruebas estadísticas, un correlograma permite evaluar rápidamente el tipo y el alcance de la estructura de correlación espacial de una variable (Borcard, 2018).

El Índice Global de Moran es un análisis estadístico que examina de forma integral las variaciones de la autocorrelación espacial entre valores vecinos más cercanos, que se clasifican como

positivo, negativo y sin autocorrelación espacial. Cuando los valores tienden a agruparse se trata de una autocorrelación espacial positiva, pero si se dispersan, es una autocorrelación negativa, y si se distribuyen de forma aleatoria, se habla de que no hay autocorrelación espacial entre los valores analizados (Bucheli, 2019). Se construye de la siguiente manera (Borcard, 2018):

$$I(d) = \frac{\frac{1}{W} \sum_{h=1}^n \sum_{i=1}^n w_{hi} (y_h - \bar{y}) (y_i - \bar{y})}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}$$

La correlación espacial en el ámbito multivariante puede evaluarse y comprobarse mediante un correlograma de Mantel. Básicamente, se calcula un estadístico de Mantel estandarizado rM (análogo al coeficiente r de Pearson) entre una matriz de disimilitud entre sitios y una matriz donde los pares de sitios que pertenecen a la misma clase de distancia reciben el valor 0 y los demás pares, el valor 1. El proceso se repite para cada clase de distancia. Cada valor de rM puede probarse mediante permutaciones. La expectativa del estadístico de Mantel para la ausencia de correlación espacial es rM 1/4 0 (Borcard, 2018).

El Índice Local de Asociación Espacial (LISA) ayuda a identificar patrones locales de asociación espacial, descomponiendo el Índice Moran para evaluar la influencia de hábitats localizados en la estadística global, esto se visualiza utilizando los Sistemas de Información Geográfica. Este índice destaca las localizaciones con valores estadísticos significativos en los indicadores, resaltando la presencia de puntos calientes *hot spots* o atípicos espaciales, dependiendo de los datos estadísticos analizados. El resultado es la generación de un mapa que se denomina de agrupamiento o clúster, en este se visualiza cada unidad espacial se diferenciada de sus unidades vecinas (Bucheli, 2019).

### 3 Resultados

La familia Myrtaceae de la parcela permanente de 50-ha de BCI presentó una abundancia de 5,579 individuos pertenecientes a 7 especies, de las cuales las más abundantes fueron *Eugenia galalonensis* y *Eugenia oerstediana*, representadas con 1,975 y 1,838 individuos cada una, y las especies más raras fueron *Psidium friedrichsthalianum* y *Myrcia gatunensis*, con 58 y 56 individuos respectivamente (ver figura 1).

Table 1: Abundancia por especie de la familia Myrtaceae

Latin	n
<i>Eugenia galalonensis</i>	1975
<i>Eugenia oerstediana</i>	1838
<i>Eugenia coloradoensis</i>	609
<i>Chamguava schippii</i>	541
<i>Eugenia nesiotica</i>	502
<i>Psidium friedrichsthalianum</i>	58
<i>Myrcia gatunensis</i>	56

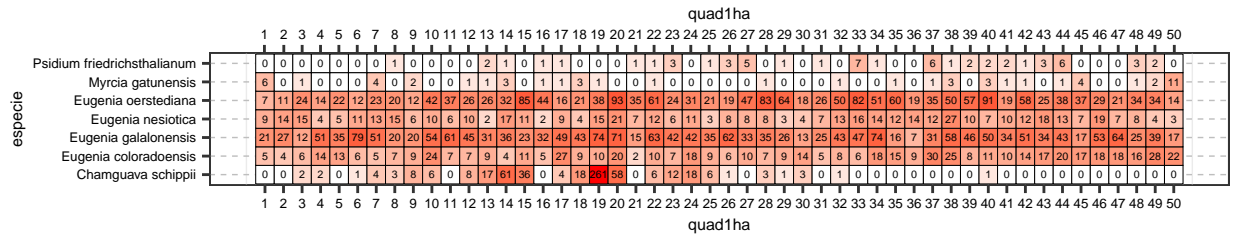


Figure 2: Abundancia de especies por quadrat

Para los análisis de medición de asociación, la distancia de *ji*-cuadrado y la distancia de Jaccard resultaron pequeñas entre especies del género *Eugenia* (*E. oerstediana*, *E. galalonensis*, *E. nesiotica* y *E. coloradoensis*), lo cual sugiere un patrón de dependencia, debido a que tienen altos grados de asociación; y las especies *Psidium friedrichsthalianum*, *Myrcia gatunensis* y *Changuava schippii* presentan un posible patrón independiente, no parecen asociarse con otras (ver figura 3). La riqueza de la familia presentó asociación estadística, a través del índice de Spearman, en términos positivos con *Al*, \* *P*\* y en términos negativos con *Ca*; y la abundancia de mi familia presentó asociación estadística, a través del índice de Spearman y el índice de Pearson, en términos positivos con *Al* y elevación media, y en términos negativos con *Ca*, heterogeneidad ambiental y geomorfología de vaguada (ver figuras 4 y 5).

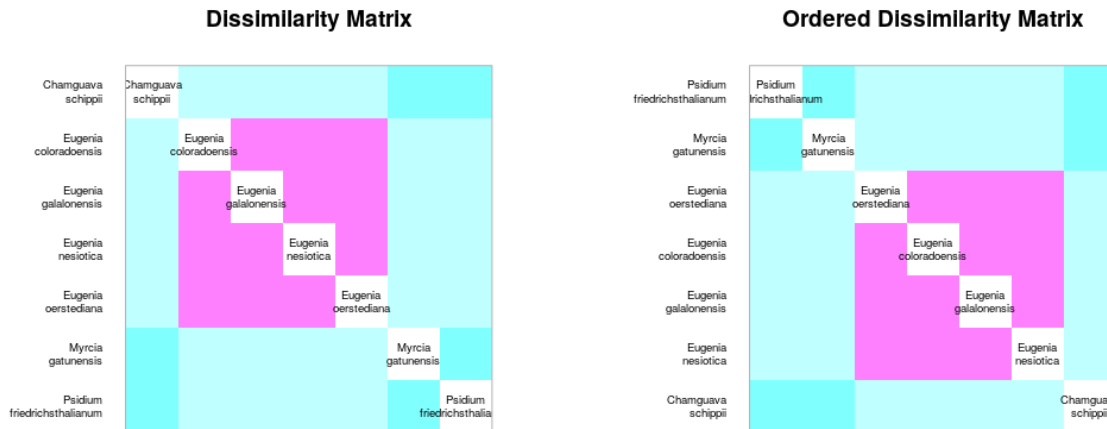


Figure 3: Matriz de disimilaridad de Jaccard

Para los análisis de agrupamiento (*cluster analysis*), se utilizó el método de agrupamiento Ward de varianza mínima, conjuntamente con el mapa de calor (ver figuras 7 y 6), los cuales mostraron que las mirtáceas de la parcela permanente de 50-ha de BCI se distribuyen en 4 grupos, de 2, 13, 15 y 20 sitios, respectivamente (ver figura 8). Los métodos de agrupamiento aglomerativos por enlace simple, por enlace completo y por enlace promedio (grupos de pares no ponderados con media aritmética, UPGMA por sus siglas en inglés) destacaron la singularidad de este grupo formado por dos sitios (14 y 19). Además, el muestreo de *bootstrap* multiescalar respaldó este grupo con un probabilidad de *bootstrap* (BP) de 76 % y probabilidad de valores aproximadamente insesgados (AU) de 99 %, de que sea un grupo real (ver figura 9). Las mirtáceas presentaron asociación



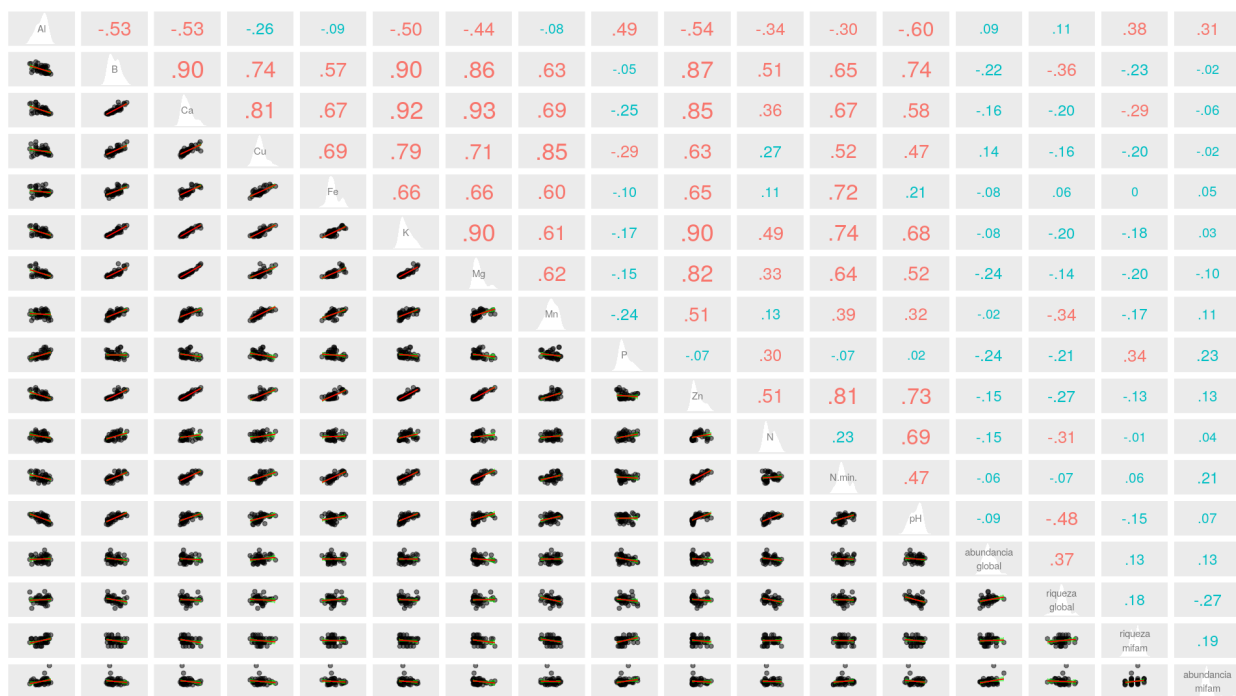


Figure 4: Matriz de correlación, índice de Spearman



Figure 5: Matriz de correlación, índice de Pearson

estadística, según el diagrama de cajas, con un conjunto de variables de suelo (*Al*, *Fe*, *Mn*, *N. min.*, etc.) y atributos del terreno (curvatura perfil media, curvatura tangencial media, elevación media, etc.) (ver figura 10). ANOVA, Kruskal-Wallis\*

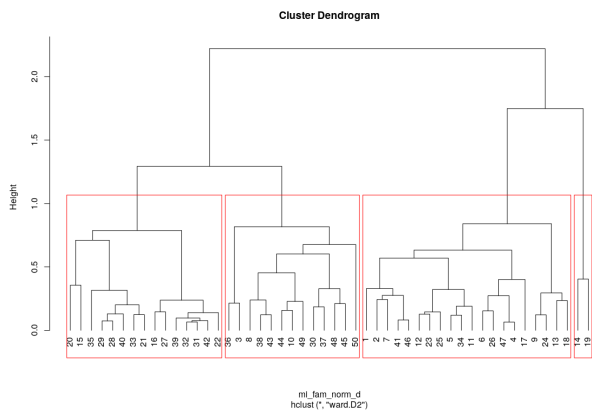


Figure 6: Agrupamiento por el método Ward de varianza mínima de las mirtáceas

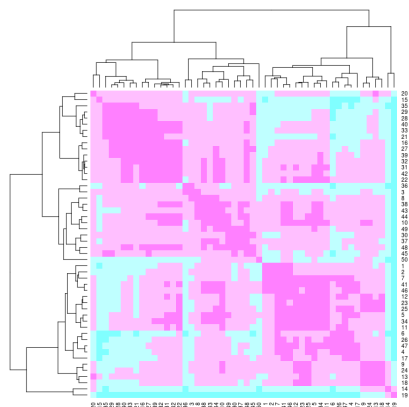


Figure 7: Mapa de calor con el dendrograma del agrupamiento Ward

Para este agrupamiento, las especies asociadas como indicadoras, mediante IndVal para una significancia menor de 0.05, fueron *Chamguava schippii* para el grupo 3, *Eugenia coloradoensis* para el conjunto de grupos 1+2 y *Eugenia oerstediana* para el conjunto de grupos 3+4; y las especies con preferencia por hábitat, mediante el coeficiente de correlación biserial puntual para una significancia menor de 0.05, fueron *Eugenia coloradoensis* con preferencia por el grupo 2, *Chamguava schippii* por el grupo 3 y *Eugenia oerstediana* por el grupo 4.

Multilevel pattern analysis
Association function: IndVal.g
Significance level (alpha): 0.05
Total number of species: 7
Selected number of species: 3
Number of species associated to 1 group: 1

Multilevel pattern analysis
Number of species associated to 2 groups: 2
Number of species associated to 3 groups: 0
List of species associated to each combination
Group 3 #sps. 1
Chamguava schippii
Group 1+2 #sps. 1
Eugenia coloradoensis
Group 3+4 #sps. 1
Eugenia oerstediana 0.6515

Signif. codes: 0 '\*\*\*', 0.001 '\*\*', 0.01 '\*', 0.05 '.', 0.1 '', 1

Para los análisis de diversidad, se utilizaron los modelos de estimación de riqueza (*Homogeneous model*, estándar y MLE; los Chao y los Jackknife), los cuales mostraron que la completitud de muestra se alcanzó al 100% para las mirtáceas de este ámbito geográfico por lo que no sería necesario aumentar el esfuerzo de muestreo ya que no se espera encontrar otras especies en BCI\*. La diversidad alpha para el agrupamiento Ward, los cuatro grupos presentaban la riqueza máxima (7 especies) con diferentes abundancias (1882, 1205, 553 y 1939, respectivamente). Para los grupos Ward, la riqueza máxima fue estimada y observada, por lo que también se alcanzó la completitud de muestra al 100% y al 98% para el grupo 3 (grupo con la menor abundancia), y no será necesario aumentar los esfuerzos de muestreo.

La riqueza ( $N_0$ ),  $E_2$  y  $N_2$  de Hill mostraron que la diversidad de mirtáceas presenta una correlación positiva importante con *Al*, *P*, *Ca* y *Fe*, en suma la equidad de Pielou (*J*), los ratios de Hill ( $E_1$  y  $E_2$ ) y  $N_2$  mostraron una correlación positiva notable con la presencia de la geomorfología de pendiente media.

*Changuava schippii* y *Eugenia oerstediana* fueron las especies que hacen contribución a la diversidad beta, éstas están bien representadas (la primera con gran dominancia) en los sitios 14 y 19 (grupo 3 Ward) que hacen contribución a la diversidad beta; el 14 fue uno de los cinco sitios que poseen la riqueza máxima (los demás sitios son 13, 17, 22 y 40) y el 19 fue el sitio más abundante con 399 individuos, de los cuales 261 pertenecían a *C. schippii* (ver figura 2). Además, los sitios 14 y 19 están ubicados uno al lado del otro. El modelo de abundancia de especies muestra que el 56% de la comunidad presenta mayores valores de equidad (log normal 10% y null 46%).

Para los análisis de ecología espacial, la prueba I de Moran sugirió que las mirtáceas de esta localización presentaron patrones aglomerados al menos con la vecindad de primer orden, con excepción de *M. gatunensis* y *E. galalonensis* que mostraron un patrón espacial aleatorio. Cabe destacar que *C. schippii* presentó una autocorrelación espacial positiva también para los vecinos de segundo orden y en términos negativos del cuarto al sexto orden; para *E. nesiotica* y *E. oerstediana* una autocorrelación negativa con vecinos de tercer a cuarto orden y de cuarto a quinto orden, respectivamente, es decir, su abundancia disminuye en esas vecindades cuando aumenta en la de primer orden y viceversa.

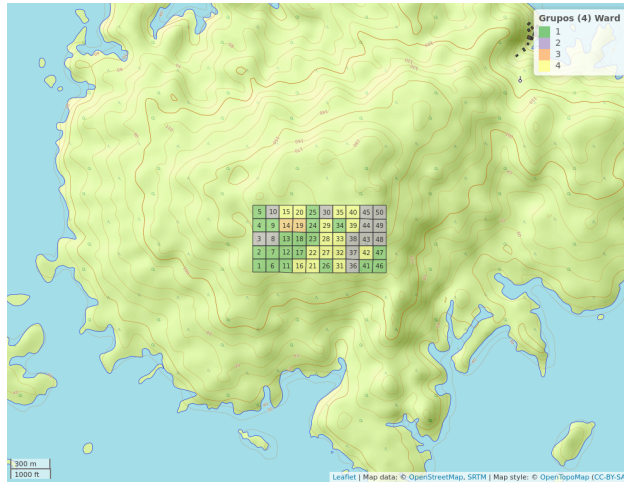


Figure 8: Agrupamiento por el método Ward de varianza mínima de las mirtáceas

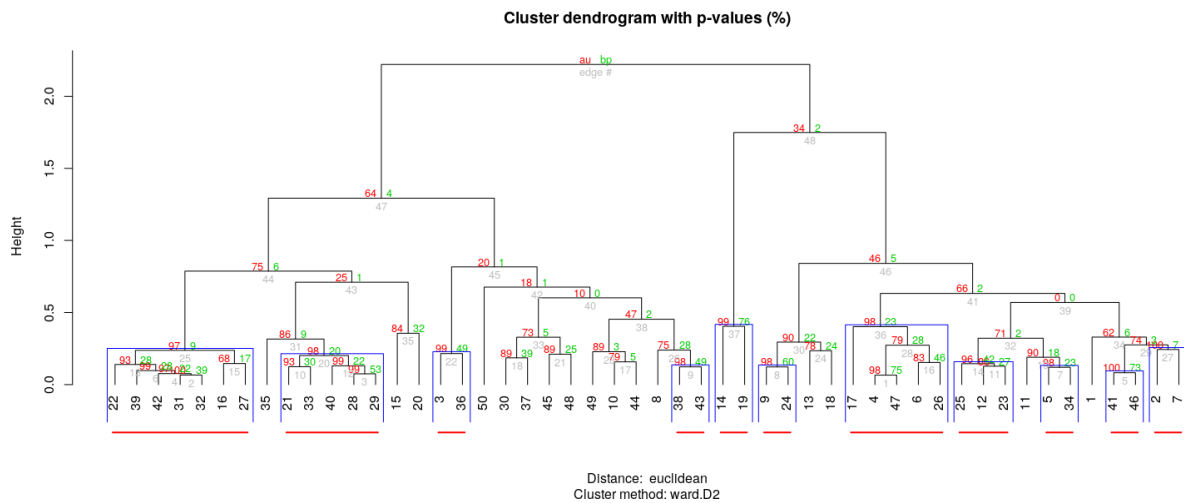


Figure 9: Dendrograma, agrupamiento Ward con los porcentajes del remuestreo de *bootstrap* multiescalar

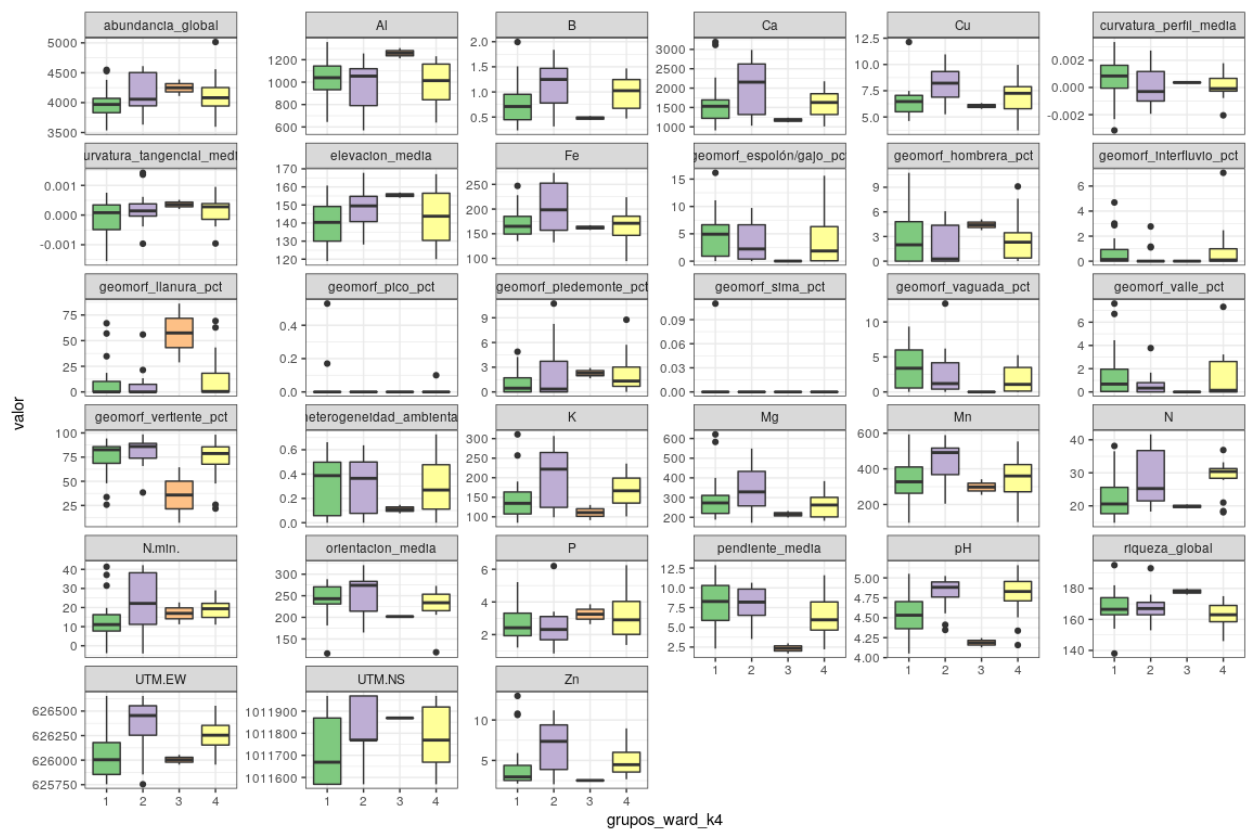


Figure 10: Diagrama de cajas de los grupos Ward en relación con variables ambientales y atributos

La autocorrelación mediante la prueba de Mantel muestra que hay una correlación espacial inducida por alguna variable en términos positivos para el primer orden y en términos negativos para el tercer y sexto orden (hasta 500 metros). La prueba  $Y_o$  de Moran evidencia que *C. schipii* muestra un posible patrón de correlación inversa con el *B*, *Ca*, *Zn*, *N* y *pH*; para *E. coloradoensis* infiere un patrón en términos positivos con *Ca* y *N. min.* y de igual manera para *E. galalonensis* con la geomorfología de vaguada pct y pendiente media.

#### 4 Discusión

La comunidad de mirtáceas de la parcela permante de BCI posee una riqueza de 7 especies con una abundancia de 5579 individuos, la mayor abundancia se registró para las especies *E. galalonensis* (35.40%) y *E. oerstediana* (32.94%) y la menor abundancia para las especies *P. friedrichsthalianum* (1.04%) y *M. gatunensis* (1.004%). En cada quadrat de la parcela BCI podemos encontrar un mínimo de 58 y un máximo de 399 mirtáceas para un promedio de 112 individuos por quadrat.

El 57% de la riqueza, las especies del género *Eugenia*, presentaron altos grados de asociación entre ellas, por lo que supone un patrón de dependencia, a diferencia de las especies *P. friedrichsthalianum*, *M. gatunensis* y *C. schipii* mostraron un posible patrón independiente, por lo que supone que se presentan aleatoriamente en la muestra sin asociarse a las otras especies.

Las mirtáceas de esta muestra, según el método Ward, se dividen en 4 grupos, cada uno con 2, 13, 15 y 20 sitios respectivamente; el grupo con 2 sitios es respaldado por los métodos de agrupamiento aglomerativo y el *bootstrap* multiescalar (BP de 76% y un AU de 99%) esto infiere que es un grupo natural y real dentro de la localidad. Este agrupamiento no se relaciona específicamente con alguna variable sino por la preferencia de un conjunto de éstas, como lo son *Al* y *Fe*.

Según el análisis de especies indicadoras (IndVal), las especies asociadas como diagnósticas para el agrupamiento Ward, fueron *C. schipii* para el grupo 3, *E. coloradoensis* para el conjunto 1+2 y *E. oerstediana* para el grupo 3+4, esto puede ser debido a sus altas abundancias presentes en estos grupos.

Los estimadores de riqueza demostraron que la completitud de muestra para las mirtáceas en estudio fue alcanzada 100%, lo mismo para los grupos Ward, por lo que inferimos que el esfuerzo de muestreo surtió las necesidades de lugar y no se espera encontrar más especies de en de esta familia en BCI.

Los equidad de Pielou, los números de Hill destacan que la diversidad de mirtáceas posee una correlación positiva con *Al*, *P*, *Ca*, *Fe* y la geomorfología de pendiente media.

Las especies que hacen contribución a la diversidad beta son *C. schipii* y *E. oerstediana*, y los sitios que hacen contribución a esta diversidad son el grupo 14 y 19, coincidencialmente un grupo Ward que posee altas abundancias de las especies antes mencionadas, por lo que este grupo guarda una estrecha relación con la presencia de estas especies.

Las mirtáceas de esta localidad, según el  $I$  de Moran, presentan patrones aglomerados para vecinos de primer orden que implican hasta 50 sitios, con excepción de *M. gatunensis*, que como había mencionado antes, presentó un patrón aleatorio; en el caso de *C. schipii*, presenta patrón más aglomerado que las demás debido a que presenta una correlación positiva también con los vecinos de segundo orden y en términos negativos con los vecinos del cuarto al sexto orden, es decir que aumenta o disminuye de forma inversa en estos lugares en relación con el primer y segundo orden.

El modelo de abundancia de especies muestra que el 56% de la comunidad presenta mayores valores de equidad (log normal 10% y null 46%), parece una cifra razonable debido a que el 48% de los quadrats poseen valores 7 y 6 de riqueza, lo que infiere que los modelos de distribución de

especies (SDM) parecen estar prediciendo bien la ocurrencia de dichas especies.

## 5 Agradecimientos

## 6 Información de soporte

...

## 7 Script reproducible

...

## Referencias

- Appelhans, T., Detsch, F., Reudenbach, C., & Woellauer, S. (2019). *Mapview: Interactive viewing of spatial data in r*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=mapview>
- Batlle, J. R. M. (2020). biogeografia-master/scripts-de-analisis-BCI: Long coding sessions (Version v0.0.0.9000). <https://doi.org/10.5281/zenodo.4402362>
- Borcard, F., J. O. J. y L., Daniel y Gillet. (2018). *Ecología numérica con r*. Springer.
- Bucheli, G. E. H. (2019). Uso del Índice de moran y lisa para explicar el ausentismo electoral rural en ecuador. *Revista Geográfica*, (160), 91–108.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sande, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.
- Cheng, J., Karambelkar, B., & Xie, Y. (2018). *Leaflet: Create interactive web maps with the javascript 'leaflet' library*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=leaflet>
- Hubbell, S., Condit, R., & Foster, R. (2021). Forest Census Plot on Barro Colorado Island. Retrieved May 5, 2021, from <http://ctfs.si.edu/webatlas/datasets/bci/>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2019). *Vegan: Community ecology package*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pebesma, E. (2018). Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*, 10(1), 439–446. <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>
- Pérez, R., Aguilar, S., Condit, R., Foster, R., Hubbell, S., & Lao, S. (2005). Metodología empleada en los censos de la parcela de 50 hectareas de la isla de barro colorado, panamá. *Centro de Ciencias Forestales Del Tropico (CTFS) Y Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI)*, 1–24.
- R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Restrepo, L. F., & González, J. (2007). From pearson to spearman. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 20(2), 183–192.
- Smithsonian Tropical Research Institute. (2010). *Un vistazo a la ciencia y los científicos que trabajan en la isla de Barro Colorado*. url<https://youtu.be/bN54RGtxFeM>.
- Wickham, H. (2017). *Tidyverse: Easily install and load the 'tidyverse'*. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=tidyverse>
- Wilson, P. G. (2010). Myrtaceae. In *Flowering plants. eudicots* (pp. 212–271). Springer.
- Wright, J. S. (2002). Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130(1), 1–14.